Zur Verbreitung und Ökologie des Süßwasser-Strandflohs *Orchestia cavimana* Heller, 1865 (Crustacea: Amphipoda: Talitridae)[1]

Von

RAGNAR KINZELBACH, Mainz

Einführung

Die überwiegende Mehrzahl der Flohkrebse aus der Familie der Talitridae bewohnt Meeresstrände. Einige Arten besiedeln auch Ufer brackiger Gewässer, doch nur ganz wenigen ist es gelungen, zu den Uferbereichen von Süßwässern und damit weit ins Binnenland vorzudringen. Zu diesen gehört *Orchestia cavimana* Heller, 1865. Diese vermutlich ostmediterran-pontische Art (s. u.) hat sich in historischer Zeit nach Westen ausgebreitet. Den Niederrhein hat sie seit Ende des vorigen Jahrhunderts besiedelt, in den Oberrhein ist sie erst in den letzten Jahrzehnten eingedrungen. Es soll nachfolgend versucht werden, diese Besiedlungsgeschichte zu rekonstruieren und erste Daten zur Ökologie der Art im Oberrheingebiet festzuhalten.

Morphologie und Artbestimmung

Die zur Bestimmung notwendigen morphologischen Daten haben Chevreux & Fage (1925), Cărănşu et al. (1955) und Hoffmann (1963) ausführlich dargestellt. Abb. 1 zeigt ein Männchen vom Oberrhein und Abb. 2 die Variationsbreite der 2. Chelipeden bei einer oberrheinischen Population. Nach ersten Vergleichen gibt es subspezifische morphologische Unterschiede zwischen Stücken aus Ost- und Westeuropa, z. B. in den Proportionen der Antennen und in Form und Größe der Komplexaugen. Es ist noch offen, ob sie umweltbedingt sind (z. B. Cl^--Gehalt des Wassers) oder ob es sich um eine geographische Variabilität handelt.

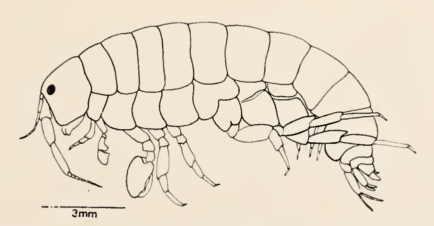


Abb. 1. *Orchestia cavimana*, ♂ von Germersheim vom 17. VII. 1971.

[1]) 6. Beitrag zur Kenntnis der Fauna des Oberrheins. — Beitrag Nr. 5: Natur und Museum 102: 197—206 (1972).

In der Benennung folgen die meisten Autoren den Überlegungen Schellenbergs (1940) und nennen die Art *O. cavimana* Heller, 1865. Im angelsächsischen Schrifttum wird noch immer der Name *O. bottae* Milne Edwards, 1840 gebraucht, nachdem Chevreux (1895) und Stebbing (1906) *O. cavimana* als Synonym zu *O. bottae* gestellt haben. Es handelt sich jedoch, wie Schellenberg überzeugend dartut, um zwei verschiedene Arten, deren eine das Mittelmeer bewohnt, während die andere im Roten Meer und an der afrikanischen Ostküste auftritt. Diese Deutung wird durch die Zusammenstellung der bekannten Fundplätze von *O. cavimana* gestützt (s. u.), aus der sich eine ostmediterran-pontische Herkunft der Art ergibt. *O. bottae* hielt Schellenberg für artgleich mit *Talorchestia martensi* Weber; diese Synonymisierung ist nicht gesichert, da schon Chevreux (1895) die Unauffindbarkeit desTypusexemplars feststellen mußte. *O. bottae* ist also derzeit ein undeutbarer Name.

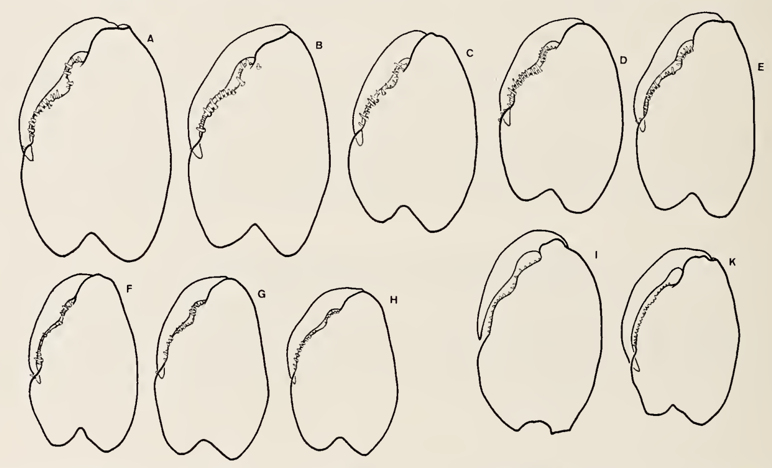


Abb. 2. *Orchestia cavimana*, Variabilität des 2. Chelipeds der ♂ von Germersheim (13.—14. VI. 1968). A—B letztes, C—H vorletztes Häutungsstadium. — I nach Urbański (1948), K nach Vecchi (1929).

Innerhalb des mittelmeerischen Verbreitungsgebietes von *O. cavimana* tritt eine Abgrenzungsschwierigkeit zu *O. ghigii* Vecchi, 1929, auf. Diese Art wurde von Karpathos beschrieben und wurde mittlerweile u. a. von Banyuls und Tripolitanien gemeldet (s. u.). Neues Material von Karpathos[2]), sowohl vom locus typicus (Süßwasserlauf in der Gemarkung Milí bei Pighadia) als auch aus Brack- und Seewasser legt nahe, daß *O. ghigii* nur eine lokale Variante von *O. cavimana* ist. Abschließend ist darüber aber nur nach Prüfung von Exemplaren der weiteren von *O. ghigii* bekanntgewordenen Fundplätze zu entscheiden.

---

[2]) Das neue Material aus Griechenland befindet sich im Zoologischen Museum der Universität von Amsterdam. Herrn Dr. S. Pinkster sei für die Bestimmungshilfe herzlich gedankt. — Kleine Variationen an den Stücken von Rhodos und an einigen der Karpathos-Individuen werden noch näher zu untersuchen sein.

Vorläufig ergibt sich somit folgende Synonymie:

O. cavimana Heller, 1865, Verh. zool. bot. Ges. Wien 15: 979—984.

O. bottae Chevreux, 1895, Rev. biol. Nord France 7: 156 fig. 1—4, 158. (non Milne Edwards, 1840).

O. bottae feminaeformis Czerniavski, 1968, Syezda Russ. Est., Syezda 1 Zool.: 117, pl. 8: 28, 30—32.

O. ghigii Vecchi, 1929, Arch. Zool. Ital. 13: 249—257.

Verbreitung

Die Gesamtverbreitung von *O. cavimana* ist Abb. 3 zu entnehmen. Ein Vergleich mit den klimatischen Verhältnissen ergibt, daß die Art nur in Gebieten siedelt, in denen die durchschnittliche Frostdauer weniger als 3 Monate beträgt (Diercke, 1957). Diese Linie stimmt weitgehend mit der 0° C-Februarisotherme überein (Steinhauser, 1970). Einzelne Vorkommen jenseits der Iso-Linien an der unteren Donau und am Asowschen Meer sind durch günstige lokale Mikroklimate möglich.



Abb. 3. Die Gesamtverbreitung von *Orchestia cavimana*. Mit ▲ sind die Fundorte im pontisch-ostmediterranen Gebiet gekennzeichnet, mit ● die Funde in Frankreich südlich der Seine, mit • die Funde in Mittel- und Nordwesteuropa. Die gestrichelte Linie gibt die Grenze der winterlichen Frostdauer von drei Monaten an.

a) Vorkommen im pontischen und ostmediterranen Bereich

Zweifellos liegt hier der Verbreitungsschwerpunkt und das Herkunftsgebiet der Art. Schon Urbański (1948) hatte im Anschluß an Giltay eine Herkunft aus dem pontischen Gebiet vermutet. Die hier vorgelegte Zusammenstellung der bekannten Fundorte unterstützt diese Annahme. Denn:

1. Alle intensiveren Stichproben ergaben eine durchgehende Besiedlung des Gebietes, soweit die ökologischen Gegebenheiten vorhanden sind (vgl. Rumänien, Griechenland);

2. Die Besiedlung von Inseln und höheren Lagen (vgl. Cypern) setzt lange Besiedlungszeit voraus, da die Tiere aktiv keine längeren Strecken im Seewasser zurücklegen können und da ein Flußaufwärtswandern gegen stärkeres Gefälle nur außerordentlich langsam vor sich geht (s. u.);

3. Es ist wahrscheinlich, daß die Anpassung an das Süßwasserleben sich bei der Aussüßung des Pannonischen und Dacischen Beckens in größerem Maße vollzog bzw. daß die heute zu beobachtende Euryhalinität eine Anpassung an die schwankenden Salzkonzentrationen im pontischen Bereich ist.

Alle diese Gegebenheiten treffen für das nordwesteuropäische Siedlungsgebiet nicht zu. Rückwärtsprolongation der dort mit Sicherheit festgestellten Ausbreitungsbewegungen lassen nur den Schluß einer sekundären Besiedlung dieses Bereichs zu.

Fundorte:

1. Schwarzes Meer, Brandt (1868)
2. Schwarzes und Asowsches Meer, Czerniavski (1868); Mündung des Don und Abrau-See, Urbański (1948)
3. Strände bei Sewastopol, Ivlev & Sushchenya (1961)
4. Fundorte im Dazischen Becken, Cărănşu, Dobreanu & Manolache (1955)
5. Balaton (Ungarn), Abonyi (1928)
6. Vier Fundorte bei Budapest, Dudich (1926)
7. Seen von Homs und Tiberias, Tell-el-Kadi in Syrien und weitere Fundorte in Palästina, Chevreux (1895)
8. Olympos, Cypern, 1250 m, Heller (1865)
9. Rhodos, Strand W der Stadt Rhodos, 29. III. 1967, leg. H. Schmalfuß, det. S. Pinkster
10. Kos, 4 km E der Stadt, Strand, 24. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
11. Karpathos: Bach in Gemarkung Milí bei Pighadia, 7. IX. 1963, leg. R. Kinzelbach, 9. IX. 1963, leg. O. v. Helversen, 17. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach (vgl. *O. ghihii* bei Vecchi 1929); Strand der Bucht von Pighadia, 5. IV. 1967, leg. H. Schmalfuß; Felsstrand bei Pighadia (z. T. Spritzwassertümpel), IV. 1963, leg. R. Kinzelbach, 4. IV. 1967, leg. H. Schmalfuß; Strand bei Kastellon (Makri Jalo), 21. IV. 1964, leg. O. v. Helversen, 20. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach; Lagune von Tristomon (brackig), 17. IV. 1964, leg. O. v. Helversen. Alle det. R. Kinzelbach und S. Pinkster

12. Strand S Aghios Nikolaos, Kreta, 3. IV. 1966, leg. C. P. Herrn, det. S. Pinkster
13. Patmos, Strand, 3. V. 1965, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
14. 10 km E Githion (Peloponnes), 40 m oberhalb Einmündung von Bach in Brackwasserlagune, 10. IV. 1965, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
15. Strand E Asprowalta (Makedonia), 18. III. 1963 und 19.—22. IX. 1967, leg. R. Kinzelbach, det. S. Pinkster
16. Tripolitanien (sub. *O. ghigii*), Ruffo (1949)
17. Gabès (Tunesien), Chevreux & Fage (1925)
18. Triest, Abonyi (1928)
19. Venedig, Vecchi (1929)
20. Lago di Garda, Chevreux & Fage (1925)

b) Vorkommen im westmediterranen Bereich

Aus diesem Gebiet, obwohl faunistisch ungleich besser untersucht als das östliche Mittelmeer, liegen nur wenige Funde von *O. cavimana* und auch nur aus jüngerer Zeit vor. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Art hier nicht autochthon ist, sondern eingeschleppt wurde. Dies kann entweder durch Schiffsfrachten aus dem östlichen Mittelmeer erfolgt sein, oder die Art ist von Norden her über das Kanalnetz eingewandert (s. u.).

Fundorte:

1. Cap d'Adge, leg. J. P. Quignard (Graf 1969)
2. Banyuls, Meeresstrand, Charniaux-Legrand (1951); Banyuls (sub. *O. ghigii*), Mateus & de Oliveira Mateus (1958)

c) Vorkommen in Loire und Vienne

Die Fundorte an diesen beiden Flüssen liegen ewas isoliert. Sehr wahrscheinlich stehen diese Vorkommen mit dem des Seine-Gebietes in Verbindung, und vielleicht leiten sich von ihnen die neuentdeckten Fundplätze in Südfrankreich (s. o.) ab. Das verzweigte französische Kanalnetz erlaubt ungehinderte Ausbreitung über nahezu das gesamte Land. Eine Rekonstruktion der Ausbreitungsrichtung ist wohl nicht mehr möglich, doch könnten neue Funde einen Zusammenhang des ganzen westeuropäischen sekundären Verbreitungsgebietes erkennen lassen.

Fundorte:

1. Chinon, au bord de la Vienne, Chevreux & Fage (1925) [fälschlich: Lac de Chinon, Vecchi 1927]
2. Nantes, Lamoricières bei Nantes, Chevreux & Fage (1925)

d) Vorkommen im Rhein und in den mit ihm zusammenhängenden Flußsystemen

Die derzeitige Verbreitung im Rhein und in den mit diesem durch Kanäle verbundenen Flüssen zeigt Abb. 4. Aus ihr kann der Ausbreitungsweg der Art rekonstruiert werden (Abb. 5). Dazu werden drei Voraussetzungen gemacht:

1. *O. cavimana* breitet sich stromauf wesentlich langsamer aus als stromabwärts (dies ergibt sich aus Beobachtungen am Rhein und an der Sauer, s. u.).
2. Die Entdeckungsdaten der Vorkommen differieren nicht zu sehr von den Daten der wirklichen Ansiedlung. Diese Prämisse enthält zwar Fehlerquellen, doch ist die Art auffallend genug, in der faunistisch gut erforschten Region nicht längere Zeit übersehen zu werden.
3. Die Daten spiegeln nicht nur die Entdeckungsgeschichte wider, sondern es hat eine reale Ausbreitung stattgefunden. Diese ließ sich direkt am Rhein zwischen Straßburg und Bonn beobachten, weiterhin in Nordholland und in England.

Bei Richtigkeit dieser Voraussetzungen würde sich der Ausbreitungsweg der Art wie folgt ergeben: Nach Einschleppung[3]) am Niederrhein, 1878,



Abb. 4. Die Verbreitung von *Orchestia cavimana* zwischen Rhein und Seine. Vgl. Fundorte im Text. Die Fundorte in den Niederlanden sind unvollständig wiedergegeben. Nach L. B. Holthuis (in litt.) sind Nachweise auch von Den Haag, Leiden und Umgebung, Amsterdam, Texel und Wieringen bekannt.

---

[3]) Auf welche Weise die Einschleppungen jeweils erfolgten, ist unbekannt. Neben Verfrachtung durch Schiffahrtsgüter kommt Verschleppung durch Wasservögel in Frage.

hat sie sich zunächst über das Rhein-Maas-Schelde-Delta verbreitet, wo sie heute überall und in großer Zahl vorkommt (vgl. Karte in Den Hartog, 1963). Eine Verbreitung stromaufwärts gelang ihr aber nur in der langsam fließenden Schelde (1906 bei Cambrai). Von hier gelangte sie über Kanäle in die untere Maas (1950 bei Maastricht) und in die Seine (seit 1913 im Bereich von Paris). Eine Verbreitung Seine-abwärts zeigt der Fund in der Seinemündung 1959. Von der Seine gelangte die Art in die langsam fließende Marne und in den Rhein-Marne-Kanal (bei Nancy seit 1913); sie könnte weiterhin von

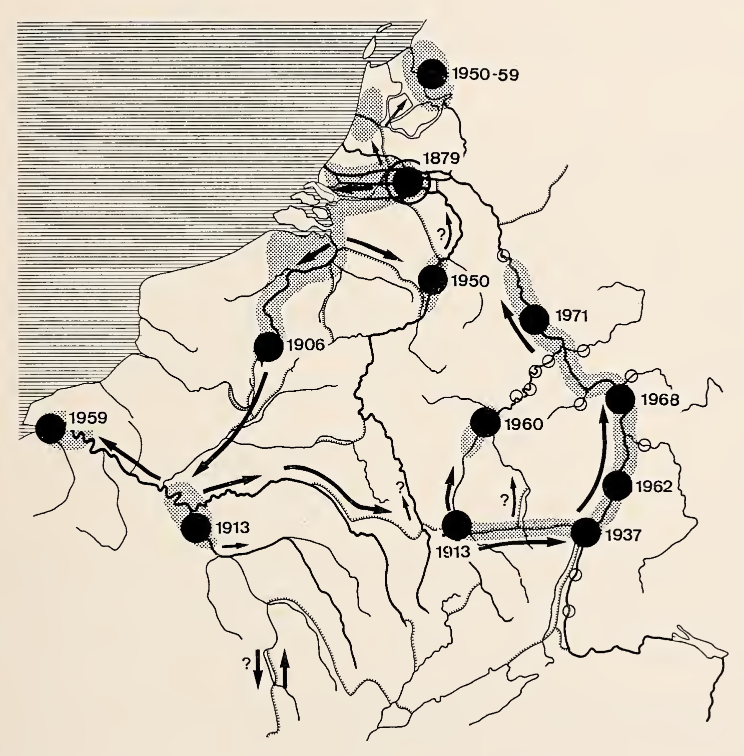


Abb. 5. Die vermutlichen Ausbreitungswege von *Orchestia cavimana* zwischen Rhein und Seine. Die bei Tiel am Niederrhein angegebene Jahreszahl muß 1878 heißen. Veröffentlicht wurde der Fund durch Hoek (1879).

der Seine über zahlreiche Kanalverbindungen zur Loire gelangt sein (s. o.). Vom Rhein-Marne-Kanal wurden Mosel und Oberrhein besiedelt, wobei sich die Verbreitung flußabwärts entsprechend den verschiedenen ökologischen Gegebenheiten (s. u.) sehr verschieden schnell vollzog. Vom Rheindelta aus breitete sich die Art in den 1950er Jahren noch nach Friesland aus, ein Vorkommen, das vielleicht mit dem an der Unterweser zusammenhängt (s. u.).

Denkbar ist allerdings auch, daß die Art schon früh im 19. Jahrhundert durch das französische Kanalnetz von Südfrankreich her in das Mündungsgebiet des Rheins gelangt ist. Dem steht allerdings die geringe Zahl der Funde südlich der Seine entgegen. An unserer Vorstellung über die Einwanderung in das Oberrheingebiet über den Rhein-Marne-Kanal ändert sich dadurch nichts.

Fundorte:

1. Tiel. Rheinkilometer 916 (Waal), Hoek (1879)
2. Zaltbommel, Rheinkilometer 934 (Waal), den Hartog (1963)
3. Delta-Region von Rhein, Maas und Schelde, zahlreiche Fundorte, den Hartog (1963); vgl. die ergänzenden Funde im Text der Abb. 4
4. Friesland, Holthuis 1956
5. Noordholland, Holthuis 1956
6. langs het Ijsselmeer, den Hartog & Tulp (1960)
7. Tjeukemeer-Ufer, bei Gieterse Brug, seit Jahren, den Hartog & Tulp (1960)
8. Grote Wielen, seit 1959, den Hartog & Tulp (1960)
9. Maas bei Maastricht, Holthuis (1956)
10. Cambrai, au bord du canal de Saint-Quentin, 1906, Chevreux & Fage (1925)
11. Epinay — sur — Seine, au bord d'un lac, 1913, Chevreux & Fage (1925)
12. Viry-Châtillon, sur les rives des anciennes sablières, Bayard & Carayon (1946)
13. Seinemündung, 1959, den Hartog (1963)
14. Nancy, an vielen Stellen des Canal de la Marne au Rhin, Lienhart 1913, Marcquart 1936, Tétry (1939), Remy nach Graf (1969), Graf (1969)
15. Straßburg, an den Ufern des Rhein-Marne-Kanals im Illbecken, de Beauchamp (1938)
16. Banc de la Mühlbach, Rheinkilometer 311,5, rechts, 4. VI. 1971, leg. A. Kinzelbach
17. Banc de Neuburg, Rheinkilometer 354,1, links, 12. XI. 1971, leg. R. Kinzelbach
18. Apothekergrund, Rheinkilometer 378,5, rechts, 19. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
19. Sondernheimer Grund, Rheinkilometer 379,5, links, 19. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
20. Germersheimer Grund, Rheinkilometer 383,0—383,7, links, 19. VIII. 1964 und später, leg. R. Kinzelbach (Kinzelbach 1965)
21. Rheinsheimer Grund, Rheinkilometer 384,5, rechts, 18. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
22. Speyerer Grund, Rheinkilometer 400,0, links, 20. VII. 1971, leg. R. Kinzelbach
23. Schusterwörth, Rheinkilometer 478,3, rechts, 5. XII. 1971, leg. R. Kinzelbach
24. Laubenheimer Grund, Rheinkilometer 491,8, rechts, 31. X. 1968, leg. R. Kinzelbach, 12. XI. 1971, leg. W. Sposny
25. Lorchhausener Grund, Rheinkilometer 542,7, links, 15. X. 1971, leg. R. Kinzelbach
26. Lützelstein (gegenüber Lorelei), Rheinkilometer 554,4, links, 15. X. 1971, leg. R. Kinzelbach
27. Hönninger Grund, Rheinkilometer 625,1, rechts, 17. X. 1971, leg. R. Kinzelbach
28. „Grenzmosel" zwischen Schengen und Wasserbillig, besonders oberhalb Remich in Kieswerk, Hoffmann (1963); in litt. 1971: Bestand hat abgenommen

29. Untere Sauer bis Stau Rosport; 1960 an der Ralinger Schleife zwischen Hinkel und Rosport, Hoffmann in litt. 1971

e) Vorkommen auf den Britischen Inseln

In England tritt *O. cavimana* seit einigen Jahrzehnten im Flußgebiet der Themse auf; daneben bestehen einige Vorkommen in Mittelengland. Über Zeitpunkt und Art der Einschleppung gibt es keine Daten.

Fundorte:

1. Themse bei Oxford, Cain & Cushing (1948)
2. Themse bei der Fähre von Isleworth, Richmond, Gordon (1944)
3. Ästuar des Medway, Wildish (1970)
4. Huddersfield bei Manchester, Fryer (1951)
5. River Yare bei Brundall, Norfolk, Reid (1948)
6. Gebiet in Mittelengland (s. Karte Abb. 3), Hynes, Macan & Williams (1960)

f) Vorkommen im norddeutschen Tiefland

Die wenigen Vorkommen aus dem Bereich zwischen Weser und Oder sind relativ schlecht bekannt. Theoretisch lassen sich alle vom Vorkommen in der Saale ableiten: Von hier könnte die Art in die Elbe, aber auch über den Mittellandkanal in die Weser, zu den Berliner Seen und von dort in die Odermündung gelangt sein. Weitere Funde könnten diesen Weg vielleicht noch etwas erhellen. Über die Einwanderungsmöglichkeit vgl. Abschnitt Ökologie.

Fundorte:

1. Saale-Ufer (wo?), Herold (1925)
2. Außenalster in Hamburg, Schlienz (1922)
3. Unterweser, 1965, Klein (1969)
4. Flakensee bei Berlin, Schellenberg (1942)
5. Kalksee bei Berlin, Schellenberg (1942)
6. Usedom, Westufer des Gnitz, Herold (1925)
7. Lebbin (Lubin), auf Wollin, Herold (1925); Umgebung von Lubin, Urbański (1948)

Bemerkungen zur Ökologie, besonders der Rheinpopulation

a) Substrat

Am Oberrhein bewohnt *O. cavimana* in erster Linie grobschottrige Kiesbänke. Auf sandigen oder lehmigen Substraten wurde sie nur in Ausnahmefällen angetroffen, z. B. bei Rheinkilometer 478,3. Die Siedlungsdichte an dieser Stelle war außerordentlich gering. Dies steht im Gegensatz zu den Populationen des Rheindeltas (den Hartog, 1963), der Außenalster (Schlienz,

1922) und der Odermündung (Urbański, 1948), die schlickigen Sand bewohnten und sich auch darin eingruben. Die griechischen Populationen bewohnten überwiegend groben Sand und suchten bei starker Insolation Verstecke unter hohlliegenden Gegenständen (Steine, Schwemmgut) auf. Am Balaton lebt die Art z. T. in feuchten Wiesen (Abonyi, 1928).

Doch nicht alle Schotterbänke im Rhein sind besiedelt. Von den Ausnahmen auf Grund der Wasserqualität abgesehen (s. u.) fallen Bänke für die Besiedlung aus, die einen zu geringen Neigungswinkel zur Wasseroberfläche haben und daher häufiger überschwemmt werden, ferner solche, in denen die Lücken zwischen dem groben Kies mit Sand oder Lehm ausgefüllt sind.

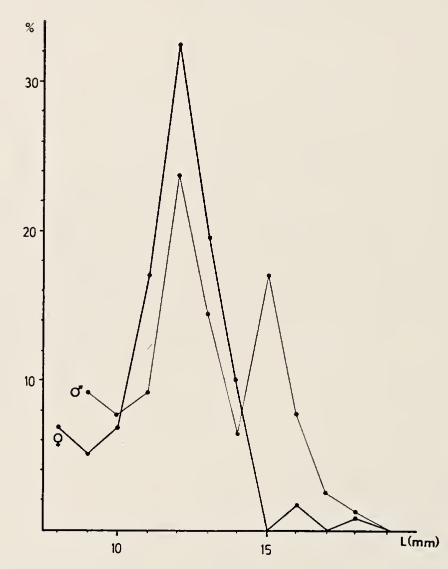


Abb. 6. Verteilung der Gesamtlänge von 193 Stücken von Germersheim (13.—14. VI. 1968). Die ♂ haben offenbar einen Häutungsvorsprung, und die Größenzunahme bei den Häutungen ist anscheinend bei den beiden Geschlechtern verschieden. Kleinere Größenklassen sind durch die damals verwendete Sammelmethode unzureichend erfaßt.

und schließlich müssen größere Abschnitte vorhanden sein, in denen die Korngröße des Kieses über einen Durchmesser von 1,5 cm hinausgeht. Bänke mit sehr grobem Kies und durchgehendem Lückensystem waren wesentlich stärker besiedelt als solche aus feinem Kies oder mit stark wechselnder Körnung.

Das meist gemauerte Strombett verlassen die Tiere nur selten. Bei Germersheim, Speyer, Laubenheim und am Lützelstein kamen sie vereinzelt zwischen den Steinen der Uferbefestigung vor.

b) Salinität

Im pontisch-ostmediterranen Gebiet bewohnt *O. cavimana* Ufer von Gewässern verschiedensten Salzgehalts, auf Karpathos sogar den Bereich von Spritzwassertümpeln, die über 40 ‰ Salzgehalt aufwiesen.

In Mittel- und Westeuropa ist die Salztoleranz etwas eingeschränkt. *O. cavimana* wurde nur im oligohalinen Brackwasserbereich der Flußmündungen oder an Süßwasser angetroffen. Die Süßwasservorkommen erweisen sich jedoch zum Teil ebenfalls als schwache Brackwässer (z. B. Saale, Rhein-Marne-Kanal, Themse, Rhein). Im Rhein wurden z. B. 1968 bei Seltz bis zu 128 mg/l allein an Cl^- gemessen, in Emmerich bis 130 mg/l (Kommission, 1968). Bei dem langdauernden niedrigen Wasserstand 1970—1971 stiegen diese Werte um über das Vierfache an. Es ist bemerkenswert festzustellen, daß eine gewisse Parallelität zwischen der Ausbreitungsgeschwindigkeit der Art und dem Ansteigen der Versalzung des Rheines besteht. Die Verbrackung ist im Rhein besonders stark durch die Abwässer der elsässischen Kali-Industrie, kann aber generell für alle größeren Flüsse festgestellt werden, z. B. auch für Mosel und Maas.

c) Wasserabhängigkeit

Hier ist zu unterscheiden zwischen Feuchtigkeit und Strömung. Wie die Untersuchungen von Ivlev & Sushchenya (1961) zeigen, entfernt sich *O. cavimana* weiter vom Wasser als die meisten anderen „terrestrischen" Amphipoden. Das Wasser wird in der Regel auch von Jungtieren nicht aktiv aufgesucht; benötigt wird allein eine gewisse Luftfeuchtigkeit. Daraus ergibt sich je nach Wetter eine Regulation des Aufenthaltes nahe am Wasserrand oder weit entfernt von ihm (z. B. bei Regen) oder tief im Kieslückensystem (bei Sonnenschein) oder auf der Oberfläche (besonders nachts). Ein längerer Aufenthalt unter Wasser ist nicht bekannt (vgl. Abonyi, 1928; Bock 1967); doch kommt er gewiß vor, da anders die Besiedlung beider Stromseiten des Rheines nicht erklärbar wäre. Auch wenden sich die Tiere auf der Flucht zum Wasser.

Die Verbreitung geht, wie angedeutet, mit der Gewässerströmung vor sich. An Land werden nur geringe Strecken zurückgelegt. Ein Schwimmen gegen die Strömung, zumal im Rhein, ist nicht möglich. Wie die normale Abdriftrate kompensiert wird, ist noch nicht bekannt. In den Kiesbänken ist der abströmige Teil zuweilen dichter besiedelt als der aufströmige. Ausbreitung wurde stromauf bisher nur an der Sauer beobachtet und ist für die langsam fließenden Flüsse Nordfrankreichs und Belgiens (Schelde, Seine, Marne) zu vermuten. Im Rhein oberhalb von Straßburg ergab ausführliche Nachsuche kein Vorkommen, desgleichen hat sich die Art im Niederrhein nicht wesentlich stromaufwärts ausgebreitet.

d) Temperatur

Bereits erwähnt wurde die Übereinstimmung von Verbreitungsgebiet und der Linie gleicher winterlicher Frostdauer (tägliches Temperaturmini-

mum unter 0° C) von weniger als 3 Monaten. Im Winter sammeln sich Orchestien oft in großer Zahl an geeigneten Stellen. Bei Temperaturen über der Frostgrenze kann man sie auch im Winter aktiv antreffen.

e) Verschmutzung des Substrats, des Wohngewässers und der Nahrung

Erstmals wies den Hartog (1963) negative Einflüsse menschlicher Gewässerverschmutzung auf die Bestandsentwicklung von *O. cavimana* nach. Am Oberrhein läßt sich sehr deutlich feststellen, daß hinter Orten mit starker Abwassereinleitung die stromab gelegenen Kiesbänke auf mehr oder minder lange Erstreckung nicht besiedelt sind. Hinter Karlsruhe beträgt diese Strecke etwa 10, hinter Ludwigshafen-Mannheim etwa 50 km. Hinter der Einmündung des verschmutzten Mains liegt die nächste Kolonie erst bei Bacharach (50 km); rechtsrheinisch gibt es auch hier noch keine *Orchestia*-Ansiedlung, weil der Main-Wasserkörper das rechte Ufer bespült (Schmidt-Ries, 1958). In der Mosel fehlt die Art stromabwärts von Trier.

Die Giftwirkung der Abwässer dürfte auf Industrieprodukten und Ölresten beruhen, die mit der Nahrung aufgenommen werden. Organische Abfälle schaden nicht, auch ein geringer Sauerstoffgehalt des Wassers ist für den Luftatmer *O. cavimana* unerheblich.

e) Ernährung

Bisherige Untersuchungen nennen verschiedene Pflanzen aus dem Schwemmgut der besiedelten Gewässer als Nahrung (Schlienz, 1922; Schellenberg, 1942; Dorsman, 1935; den Hartog, 1963; Kinzelbach, 1965). Mageninhalte frischer Tiere von Germersheim ergaben folgendes Bild:

Nahrungsobjekt	13.—14. VI. 1968 (n = 30)	17. VII. 1971 (n = 12)
Ephydatia fluviatilis	++	+++
Nematoda, ganz und Exuvien	++	+
Insektenrest (Fliege?)	—	+
Insekten-Makrotrichia	+	+
Holztrümmer (Pappel, Weide)	+	+
Diatomeen	+	+
Pflanzenepidermen	—	+
Pflanzengewebe-Reste	++	++
Cyanophyta	+	+
Clorophyceae, fädig	+	+
Muskelfasern	+	—
Baumwollfasern	—	+
Menschenhaar	—	+
Säugetierhaare	—	+
Stärkekörner	+	+
Quarzsplitter	+	—

Im September 1962 waren in Tieren von der gleichen Stelle nur Pflanzenteile gefunden worden (Kinzelbach, 1965). Damals traten mit *Ranunculus*

fluitans, Nuphar luteum und *Fontinalis* sp. noch Pflanzen im Spülsaum auf, die heute infolge stärkerer Verschmutzung oder völliger Abschnürung von Seitenarmen im Rhein nicht mehr vorkommen.

Sie sind im Nahrungsspektrum ersetzt worden durch den Süßwasserschwamm *Ephydatia fluviatilis,* der auf der gesamten Rheinstrecke zwischen Straßburg und Bonn sehr stark zugenommen hat. Er stellte bei der 1971er Probe den Hauptanteil unter den Nahrungsstoffen.

Hervorzuheben ist noch der hohe Anteil von Nahrungsstoffen aus den Fäkal- und Haushaltsabwässern des Menschen. Dadurch stellt *O. cavimana* einen quantitativ beachtenswerten Anteil der Reduzenten organischer Abwässer, zumal sie in großer Individuenzahl (s. u.) auftreten kann. Dies ist um so wichtiger, als die früher im Rhein tätigen Flohkrebsarten *Gammarus pulex* und *Carinogammarus roeseli* weitgehend ausgestorben sind.

f) Jahreszyklus

Weibchen mit Jungtieren im Marsupium wurden von Juni bis August angetroffen. Von Juni an gibt es bis Anfang September freie Jungtiere, die sehr rasch heranwachsen. Elterntiere sind noch bis in den September vorhanden, sterben dann aber im Alter von maximal 15 Monaten ab. Die herangewachsenen Jungen überwintern und setzen nach Kopulation im Mai eine neue Generation in die Welt. Der Termin des Absetzens der Jungen verschiebt sich alljährlich ein wenig in Abhängigkeit von der Witterung.

Die Populationsdichte ist durch die Beschaffenheit des Substrats schwer zu ermitteln. Im Juni leben auf der näher untersuchten Kiesbank bei Germersheim längs des Spülsaumes in 300 m Länge 250 bis 400 Individuen pro m², insgesamt also etwa 100 000. Die Sexratio betrug im Juni 1968 bei Germersheim 1 : 1,56 (♂ : ♀).

g) Orientierung

Auf der Flucht bewegen sich die Tiere auf das Wasser zu. Offensichtlich benutzen sie dabei eine Sonnenkompaß-Orientierung. Verfrachtet man linksrheinisch eingefangene Individuen bei mindestens teilweise unbedecktem Himmel auf das rechte Rheinufer, laufen sie statt ins Wasser vom Wasser weg. Es erscheint reizvoll, eine Umstellung der Orientierung bei künstlichen Populationen zu verfolgen und die von Pardi (1957 u. a. a. O.) an anderen Talitridae angestellten Versuche zu ergänzen.

h) Synökologie

Epöken beschrieb Abonyi (1928); es bleibt festzustellen, ob die nordwesteuropäische Population die gleiche Art beherbergt wie die des zum pontischen Gebiet gehörigen Balaton-Sees.

Im gleichen Biotop mit *O. cavimana* wurden am Oberrhein angetroffen: Lumbricidae gen. sp.; *Lumbriculus variegatus; Asellus aquaticus; Philoscia*

sp.; *Trachelipus* sp.; *Carinogammarus roeseli;* Lycosidae gen. sp.; Collembola gen. sp.; Staphylinidae; Harpalinae. Die Wechselbeziehungen zu diesen Arten sind noch unbekannt.

Den Herren Dr. L. B. Holthuis, Leiden, und J. Hoffmann, Luxemburg, möchte ich für ihre brieflichen Auskünfte herzlich danken. Diese Arbeit wurde unterstützt durch das Ministerium für Landwirtschaft, Weinbau und Umweltschutz in Rheinland-Pfalz.

Zusammenfassung

Als Ausgangsbasis für weitere Untersuchungen werden neue Befunde über Verbreitung und Ökologie von *Orchestia cavimana* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae) dargestellt, unter besonderer Berücksichtigung der neu eingewanderten Population des Rheins zwischen Straßburg und Bonn.

Das Areal gliedert sich in zwei Teile: a) das pontisch-ostmediterrane Gebiet, aus dem zahlreiche neue Funde mitgeteilt werden und dessen Bedeutung als Herkunftsgebiet der Art diskutiert wird, b) das mittel- und westeuropäische Gebiet, das wahrscheinlich durch mehrfache Einschleppung und daraus hervorgegangene Weiterausbreitung entstanden ist. Es wird versucht, die Einwanderung in den Rhein zu rekonstruieren; die Ausbreitung in diesem Strom wird dargestellt.

Erste ökologische Daten vom Rhein ergeben, daß die Einwanderung durch den hohen Salzgehalt des Stroms erleichtert wurde und daß *O. cavimana* eine bedeutsame Rolle als Reduzent organischer Abfallstoffe spielt. Die allgemeineren Fragen nach der Eingliederung in das neue Ökosystem, nach der Populationsdynamik und nach dem Orientierungsverhalten unter den speziellen Bedingungen des Lebens an Flußufern werden zur weiteren Bearbeitung vorgestellt.

Summary

Notes on distribution and ecology of *Orchestia cavimana* Heller 1865 (Crustacea: Amphipoda: Talitridae).

A collection of new data on distribution and ecology of *O. cavimana,* especially concerning the populations of the Upper Rhine and the Egean Sea.

The area is mapped and its origin discussed. It is composed of two parts: a) the ponto-eastmediterranean region from which the species probably originated, b) the central-westeuropean region, which has been settled by spreading out from several points of infection. The possible ways the species took are reconstructed.

First ecological data from the Rhine population admit to suppose that the immigration has been favorized by the high degree of chlorinity of this river and that *O. cavimana* is integrated into the ecosystem of the polluted Rhine by reducing organic matter of human origin. Some more facts of aut- and synecology are outlined, which are matter of future, quantitative investigations.

Literatur

Anonym (1967): Zeichnungen für die Rheinschiffahrt und Leitfaden für den Steuermann von Rheinfelden bis zur See. — Editions de la Navigation du Rhin, Strasbourg.

Abonyi, S. (1928): Über die Epizoen der *Orchestia cavimana* Heller. — Arb. ungar. Biol. Forsch. Inst. 2: 5—23.

Bayard, A., und J. Carayon (1946): Une station nouvelle d' *Orchestia Bottae* aux environs de Paris. — Feuille Natur. 1: 9—10.

Beauchamp, P. de (1938): Additions à la faune d'Alsace. — Bull. Assoc. philomat. Alsace et Lorraine 8: 399—400.

Bock, K. D. (1967): Experimente zur Ökologie von *Orchestia platensis* Kröyer. — Z. Morph. Ökol. Tiere 58 (4): 405—428.

Cain, A. J., und D. H. Cushing (1948): Second occurrence of the amphipod *Orchestia bottae* M. Edwards in Britain. — Nature 161: 483.

Cărănşu, S., E. Dobreanu und C. Manolache (1955): Amphipoda. — in: Fauna republicii populare Romine IV (4): 1—407.

Charniaux-Legrand, H. (1951): Contribution à la faune des Amphipodes de Banyuls. Observations sur la ponte en hiver. — Vie et Milieu 2: 371—380.

Chevreux, E. (1895): Amphipodes terrestres et d'eau douce. — Rev. biol. Nord Fr. 7: 156, 158.

Chevreux, E., und L. Fage (1925): Amphipodes. — in: Faune de France IX: 1—488.

Diercke, C. (1957): Weltatlas. — 95. Auflage, Braunschweig.

Dorsman, B. A. (1935): Notes on the life history of *Orchestia bottae* Milne-Edwards. — Dissertation, 58 pp. Leiden.

Dudich, A. (1926): Tropusi rák Budapesten. — Temészettudományi közlöny 1926: 293—295.

Fryer, G. (1951): Distribution of British Freshwater Amphipoda. — Nature 168: 435.

Gordon, I. (1944): An amphipod, Orchestia bottae, new to Britain. — Proc. Linn. Soc. London (g 2): 70.

Graf, F. (1969): Le stockage de calcium avant la mue chez les Crustacés Amphipodes *Orchestia* (Talitridé) et *Niphargus* (Gammaridé hypogé). — Thèse, Fac. Sci. Univ. Dijon, 216 pp., Dijon.

Hartog, C. den (1963): The amphipods of the deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. II. The Talitridae. — Netherlands J. Sea Res. 2: 40—57.

Hartog, C. den, und A. S. Tulp (1960): Hydrobiologische waarnemingen in Friesland (Slot). — Levende Natuur 63 (6): 133—140.

Heller, C. (1865): Kleine Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Amphipoden. — Verh. zool. bot. Ges. Wien. 15: 979—984.

Herold, W. (1925): Der Amphipode *Orchestia cavimana* Heller in Pommern. — Abh. u. Ber. Pomm. Naturf. Ges. 6.

Hoek, P. P. C. (1879): Carcinologisches . — Tijdschr. Nederl. dierk. Ver. 4: 130—134.

Hoffmann, J. (1963): Faune des Amphipodes du Grand Duché de Luxembourg. — Arch. Inst. Gr.-Duc. Sci. Nat. 29: 77—128.

Holthuis, L. B. (1956): Notities betreffende Limburgse Crustacea III. De Amphipoda (Vlokreeftjes) van Limburg. — Natuurhist. Maanblad 45 (7—8): 83—95.

Hynes, H. B. N., T. T. Macan und W. D. Williams (1960): A key to the British species of Crustacea: Malacostraca occurring in fresh water. — Sci. publ. freshwater biol. Ass. 19: 1—36.

Internationale Kommission zum Schutze des Rheins gegen Verunreinigung (1968): Zahlentafeln der physikalisch-chemischen Untersuchungen des Rheins sowie der Mosel. — Koblenz 1968.

Ivlev, V. S., und L. M. Sushchenya (1961): Intensity of aquatic and atmospheric respiration in some marine crustaceans. — Zool. J. 40 (7): 1345—1353.

Kinzelbach, R. (1965): Ein Strandfloh, *Orchestia cavimana* Heller, am Oberrhein. — Beitr. naturkd. Forsch. SW-Deutschld. 24 (2): 153—157.

Klein, G. (1969): Amphipoden aus der Wesermündung und der Helgoländer Bucht, mit Beschreibung von *Talorchestia frisiae* n..sp. — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 11: 173—194.

Lienhart, R. (1913): Présence en Lorraine d'*Orchestia bottae* Milne Edw. — C. R. Soc. Biol. Fr. 75: 603—605.

Macquart, M. (1936): Etude de quelques captations chez les Crustacés. — Trav. Stat. Biol. Roscoff 14: 5—46.

Mateus, A., und E. de Oliveira Mateus (1958): Note sur l'existence d'*Orchestia ghigii* Vecchi à Banyuls-sur-Mer. — Vie et Milieu 9: 441—443.

Milne-Edwards, H. (1840): Histoire naturelle des Crustacés. — Paris.

Pardi, L. (1957): Modificazione sperimentale della direzione di fuga neglii anfipodi ad orientamento solare. — Z. Tierpsychol. 14: 261—275.

Reid, D. M. (1948): Occurrence of the amphipod *Orchestia bottae* and other organisms in Britain. — Nature 161: 609.

Ruffo, S. (1949): Description d'un nouveau Talitride du Hatay (*Orchestia kosswigi* n. sp.). — Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul Sér. B 14 (4): 321—326.

Schellenberg, A. (1940): Lebt am Flakensee bei Berlin der Flohkrebs *Orchestia bottae* M-Edw. oder *O. cavimana* Heller? — Zool. Anz. 130: 206—207.

— (1942): Flohkrebse oder Amphipoda. — in: Die Tierwelt Deutschlands 40: 1—252.

Schlienz, W. (1922): Eine Süßwasser-*Orchestia* in der Außenalster in Hamburg. — Arch. Hydrobiol. 14: 144—150.

Schmidt-Ries, H. (1958): Limnologische Untersuchungen des Rheinstromes. — Bde. 1, 2, Köln.

Stebbing, T. R. R. (1906): Amphipoda I. Gammaridea. — Das Tierreich 21: 1—802.

Steinhauser, F. (1970): Climatic Atlas of Europe. I. Maps of mean temperature and precipitation. — Budapest.

Stephensen, K. (1929): Amphipoda. — in: Tierwelt der Nord- und Ostsee 10: 1—188.

Sushchenya, L. M. (1967): Production and annual flow of energy in the population of *Orchestia bottae* M.-Edw. (Amphipoda-Talitroidea). — in: Structure and dynamics of osmotic communities and populations: 120—135. Akad. Nauk Ukrain. SSR, Respubl. mehvedomstv. sbor., ser. biol. morya.

Tétry, A. (1939): Contribution à l'étude de la faune de l'est de la France (Lorraine). — Bull. Soc. Sci. Nancy 1: 1—453.

Urbański, J. (1948): *Orchestia cavimana* Heller 1865 (Crust. Amph.) na wyspie Wolin oraz spis obunogów (Amphipoda) dotąd na ziemiach Polskich wytkrytych — Bad. fizjogr. Polską zachodnią 1: 170—189.

Vecchi, A. (1929): Anfipodi. — in: Ricerche faunistische nell'isole italiane dell'Egeo. — Arch. Zool. 13: 249—257.

Veillet, A., und F. Graf (1958): Développement post-embryonnaire des gonades et de la glande androgène chez le Crustacé Amphipoda *Orchestia cavimana* Heller. — C. R. Acad. Sci. Paris 246: 3188—3191.

Wagler, E. (1941): Klasse Crustacea, Krebstiere. — in: Tierwelt Mitteleuropas II, 2 a: 1—224.

Wildish, D. J. (1970): Some factors affecting the distribution of *Orchestia* Leach in estuaries. — J. exp. mar. Biol. Ecol. 5: 276—284.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. R. Kinzelbach, 65 Mainz, Saarstr. 21, Inst. f. Allgemeine Zoologie.